

L'ichthyofaune des écosystèmes associés à l'hydrothermalisme océanique : état des connaissances et résultats nouveaux

Hydrothermalisme
Milieu profond
Poissons
Océan Atlantique
Océan Pacifique

Hydrothermalism
Deep sea
Fishes
Atlantic Ocean
Pacific Ocean

Patrick GEISTDOERFER

CNRS, Laboratoire d'Ichtyologie générale et appliquée, Muséum national d'Histoire naturelle, 43, rue Cuvier, 75231 Paris Cedex 05, France.

Reçu le 29/08/95, révisé le 19/12/95, accepté le 21/12/95.

RÉSUMÉ

Sept espèces de poissons, associées à l'activité hydrothermale, toutes nouvelles pour la science, ont été capturées, à ce jour, sur les dorsales de l'océan Pacifique et de l'océan Atlantique : le Synphobranchidae *Thermobiotus mytilogeiton*, les Zoarcidae *Thermarces cerberus* et *Pachycara thermophilum*, le Bythitidae *Bythites hollisi*, le Cyclopteridae *Careproctus hyaleius*, et un Zoarcidae et un Ophidiidae en cours d'étude. La liste et les caractéristiques des 70 exemplaires capturés sont indiquées, ainsi que leur situation dans les musées français et américains. Les résultats obtenus sur l'ichthyofaune hydrothermale et sur celle qui vit à la périphérie des sites, et les observations faites au cours de plongées récentes dans le Pacifique (dorsale du Pacifique oriental entre 17 et 19° S, et dorsale nord-Fidjienne) et en Atlantique (dorsale médio-Atlantique) sont présentés, ainsi qu'une revue des travaux consacrés aux poissons des sites hydrothermaux.

ABSTRACT

Fishes of the ecosystems associated with oceanic hydrothermalism: state of knowledge and new results.

Seven new fish species have been found so far on the Pacific and Atlantic hydrothermal vents: the synphobranchid *Thermobiotus mytilogeiton*; the zoarcid *Thermarces cerberus* and *Pachycara thermophilum*; the bythitid *Bythites hollisi*; the cyclopterid *Careproctus hyaleius*; one zoarcid fish; and one ophidiid fish. The characteristics of the 70 specimens collected, and their location in French and American museums, are listed. The results and observations made on vent fishes and fishes living around the periphery of the vents observed during recent dives (especially along the East Pacific Rise between 17 and 19° S, the North Fiji Basin Rise and the Mid Atlantic Rise) are summarized. Previous literature on vent fishes is reviewed.

Oceanologica Acta, 1996, **19**, 5, 539-548.

INTRODUCTION

Depuis la découverte de l'hydrothermalisme océanique en 1977 (Corliss *et al.*, 1979), les campagnes d'étude des sites hydrothermaux et des communautés animales qui leur sont associées se multiplient, mettant le plus souvent en œuvre des submersibles habités. Chaque campagne d'exploration

découvre de nouvelles zones actives et permet de nouvelles observations et récoltes. Les poissons sont l'un des groupes régulièrement rencontrés dans ces communautés (Desbryères *et al.*, 1982; Cohen et Haedrich, 1983; Laubier et Desbryères, 1984; Hessler et Smithy, 1984; Cohen *et al.*, 1985; Geistdoerfer, 1985 *a, b*, 1986, 1988, 1991 *a, b*, 1994 *a, b*; Segonzac, 1992; Childress et Fisher, 1992; Geistdoerfer *et al.*, 1995).

Les articles relatifs aux poissons associés à l'hydrothermalisme océanique sont peu nombreux. Ces animaux difficiles à capturer ont été plus souvent étudiés du point de vue systématique que du point de vue physiologique ou biochimique. Une quinzaine d'années après la découverte de l'hydrothermalisme océanique, il paraît utile, à la lumière des plongées récentes, d'établir le bilan de nos connaissances sur l'ichthyofaune hydrothermale, en recensant les exemplaires récoltés. Il n'y a pas lieu de reprendre les résultats et les observations présentées dans les précédentes synthèses (Cohen et Haedrich, 1983 ; Geistdoerfer, 1988) auxquelles il est toujours loisible de se reporter.

Actuellement, à notre connaissance, 70 spécimens de sept espèces de poissons inféodés à l'activité hydrothermale ont été capturés (5 décrites). Ils sont répartis entre différentes collections en France et aux États-Unis. Ils appartiennent aux familles des Synaphobranchidae, Zoarcidae, Bythitidae, Ophidiidae et Cyclopteridae (tab. 1).

Dans les zones de subduction autour du Japon, entre 3 800 et 6 000 m, les communautés animales dominées par les bivalves *Calyptogena*, vivant sur la vase, au niveau de suintements de fluide froid présentent des analogies faunistiques avec celles des sites hydrothermaux, sans leur luxuriance et sans faune ichthyologique spécifique associée (Ohta et Laubier, 1987).

LES SYNAPHOBRANCHIDAE

Genre nouveau et espèce nouvelle de la sous-famille des Dysommidae, *Thermobiotus mytilogeiton* Geistdoerfer, 1991, a été capturé dans le bassin de Lau (Fouquet *et al.*, 1991) (fig. 1; tab. 1). Ce poisson (Geistdoerfer, 1991 *a*) est dépourvu de nageoires pectorales malgré l'existence d'une ceinture pectorale (Meunier et Geistdoerfer, 1991), ce qui au sein de cette famille n'est le cas que de quelques espèces du genre *Dysomma*. *Thermobiotus mytilogeiton* « lives in the mussels beds where it appears to burrow » (Desbruyères *et al.*, 1994). Pêché sur le site actif « Vai Lili », il a été également observé sur le site « Hine Hina » (22° 32' S - 176° 43' W, 1832 - 1887 mètres de profondeur; Desbruyères *et al.*, 1994). En 1991, en plongeant avec le submersible japonais *Shinkai 6500* sur la dorsale nord-Fidjienne (Auzende *et al.*, 1992; Geistdoerfer et Auzende, 1992), nous avons également remarqué, sur et au voisinage de sites hydrothermaux actifs, la présence régulière de plusieurs espèces de Synaphobranchidae, parfois de grande taille, sans qu'ils constituent, toutefois, des populations denses. Desbruyères *et al.* (1994) ont fait des observations analogues au cours de la campagne « Starmer » en 1989.

Au cours des campagnes « Hydrosnake », avec le *Nautilé*, en 1988, et « MAR » avec l'*Alvin* en 1993 (Geistdoerfer, 1991 *a*, 1994 *a* ; Segonzac, 1992), sur les sites « Snake Pit » et « TAG » de la dorsale médio-atlantique, de nombreux Synaphobranchidae de grande taille, distincts de *Thermobiotus mytilogeiton* (ne serait-ce que par la possession de nageoires pectorales), ont toujours été vus nageant activement entre les blocs de sulfures. Leur abondance est d'ailleurs à l'origine du nom donné au premier de ces sites (fig. 2).

LES ZOARCIDAE

La description de l'espèce *Thermarces cerberus* Rosenblatt et Cohen, 1986 et son statut ont été revus (Geistdoerfer, 1985 *b*, 1986), et la description des os céphaliques précisée (Geistdoerfer, 1988 ; Arnulf *et al.*, 1987).

L'espèce *Thermarces cerberus*, genre et espèce nouvelle (Rosenblatt et Cohen, 1986), fut non seulement la première, et pendant longtemps la seule espèce de poissons inféodés à l'activité hydrothermale à être capturée et décrite (tab. 1), mais elle est aussi celle dont la biologie est la mieux connue grâce à des captures relativement nombreuses (fig. 3). Celles-ci ont été possibles grâce à l'abondance de *Thermarces cerberus* sur les sites hydrothermaux des dorsales du Pacifique oriental, à 11°-13° N et à 21° N



Figure 1

Thermobiotus mytilogeiton, site Vai Lili (dorsale de Valu Fa).

Thermobiotus mytilogeiton, Vai Lili site (Valu Fa Rise).
(photographie P. Briand).

Tableau 1 ►

Liste des poissons associés à l'hydrothermalisme océanique capturés et leur situation actuelle.

List of captured specimens associated with oceanic hydrothermalism and their present location.

- A - H : holotype; P : paratypes; S : syntypes.
B - D. Pac. Or. : dorsale du Pacifique oriental; D. médio-Atl. : dorsale médio-atlantique.
C - MNHN : Muséum national d'Histoire naturelle, Paris; SIO : Scripps Institution of Oceanography; LACM : Natural History Museum of Los Angeles County; WHOI : Woods Hole Oceanographic Institution; Centob : IFREMER, Brest.
D - Étude en cours.
(1) Geistdoerfer, 1991 *a*.
(2) Rosenblatt et Cohen, 1986; valeurs du tableau 1, et non du texte p. 77 de Rosenblatt et Cohen qui donne la longueur totale comme étant la longueur standard.
(3) Geistdoerfer 1985 *b*, 1986.
(4) Holotype et paratype de *Thermarces andersoni* Rosenblatt et Cohen, 1986, mis en synonymie avec *Thermarces cerberus*, in Geistdoerfer 1985 *b*, 1986.
(5) Geistdoerfer, 1994 *a*.
(6) Cohen *et al.*, 1990.
(7) Geistdoerfer, 1994 *b*.
(8) Geistdoerfer *et al.*, 1995.

ESPECE (nombre d'exemplaires capturés)	SPECIMENS ^(A)		ORIGINE ^(B)	CAMPAGNE, SUBMERSIBLE, MODE DE CAPTURE ^(C)	EMPLACEMENT ET N° DANS LES COLLECTIONS
	LT (mm)	LS (mm)			
<i>THERMOBIOTES MYTILOGEITON</i> Geistdoerfer, 1991 (Synaphobranchidae) (9 ex.)	- H ⁽¹⁾ 247 243		Ride Valu Fa (Bassin de Lau) 22°13'S - 176°38'W 1750m	BIOLAU - mai 1989 <i>Nautilé</i> Pompe aspirante	MNHN 1989 - 1611
	- 8 ex. ⁽¹⁾				MNHN 1989 - 1612 et 1613
<i>THERMARCES CERBERUS</i> Rosenblatt et Cohen, 1986 (Zoarcidae) (47 ex.) Synonyme : <i>T. andersoni</i> Rosenblatt et Cohen, 1986	- H ^{(2) (3)} 259 250		D. Pac. Or. à 21°N 20°51'N - 109°04'W 2600m	PLUTO - novembre 1981 <i>Alvin</i> Piégés dans des superstructures	SIO 81 - 155
	- 2P ^{(2) (3)} 244 232 181 174				
	- 1P ⁽²⁾ 232 218		D. Pac. Or. à 21°N 20°49.05'N - 109°06.40'W 2600m	OASIS - avril 1982 <i>Alvin</i> Piégés dans des superstructures	LACM 43719 - 1 (ex : SIO 82 - 145)
	- 1 ex. ⁽²⁾ 127 122		Dorsale des Galapagos	août 1977 <i>Alvin</i> Piégés dans des superstructures	LACM 43531 - 1
	- 1 ex. ⁽²⁾ Tête et tronç éclaircis et colorés		D. Pac. Or. à 21°N 20°49.05'N - 109°06.40'W 2600m	mai 1982 <i>Alvin</i> Piégés dans des superstructures	SIO 82 - 46
	- H ^{(2) (3) (4)} 272 261		D. Pac. Or. à 11° - 13°N 12°48.85'N - 103°56.60'W 2620m	BIOCYATHERM - mars 1982 <i>Cyana</i> Nasses	MNHN 1985 - 400
	- 1P ^{(2) (3) (4)} 249 239				MNHN 1985 - 401
	- 2 ex. ⁽³⁾		D. Pac. Or. à 11° - 13°N 12°49.07'N - 103°56.60'W 2630m		MNHN 1985 - 791
	- 1 ex. ⁽³⁾				Centob
	- 12 ex. ⁽³⁾		D. Pac. Or. à 11° - 13°N 12°48.80'N - 103°56.60'W 2620m	BIOCYARISE - mars 1984 <i>Nautilé</i> Nasses	MNHN 1985 - 670 et 671
	- 7 ex. - 2 ex. - 3 fixés (histologie) - 1 congelé - 1 disséqué		D. Pac. Or. à 11° - 13°N 12°48.7'N - 103°56.4'W 2636m	HERO 91 - octobre 1991 <i>Nautilé</i> Pompe aspirante	MNHN 1994 - 563 et 564
	- 17 ex. - 15 ex. - 2 disséqués		D. Pac. Or. à 11° - 13°N 12°48.7'N - 103°56.4'W 2636m	HERO 92 - avril 1992 <i>Alvin</i> Pompe aspirante	MNHN 1994 - 3454 à 3468
<i>PACHYCARA THERMOPHILUM</i> Geistdoerfer, 1994 (Zoarcidae) (3 ex.)	- H ⁽⁵⁾ 339 334 - Poids frais : 200g		D. médio-Atl. Site Snake-Pit 23°22.94'N - 44°56.09'W 3480m	MAR 93 - juin 1993 <i>Alvin</i> Pompe aspirante	MNHN 1993 - 255
	- P 388 382 - Poids frais : 250g				MNHN 1993 - 256
	- 1 ex.		D. médio-Atl. Site Snake-Pit		WHOI ?
Zoarcidae gen. sp. (1 ex.)	^(B) 120		Prisme de la Barbade (suintements froids) 10°19.97'N - 58°37.30'W 1947m	DIAPISUD - janvier 1993 <i>Nautilé</i> nasse	MNHN 1994 - 560
<i>BYTHITES HOLLISI</i> Cohen, Rosenblatt et Moser, 1990 (Bythitidae) (1 ex.)	- H ⁽⁶⁾ 304		Dorsale des Galapagos 00°47.894'N - 86°9.210'W 2500m	avril 1988 <i>Alvin</i> filet	SIO 88 - 97
<i>CAREPROCTUS HYALEIUS</i> Geistdoerfer, 1994 (Cyclopteridae) (8 ex.)	- H ⁽⁷⁾ 73 65		D. Pac. Or. à 11° - 13°N 12°48.63'N - 103°56.41'W 2630m	HERO 92 - avril 1992 <i>Alvin</i> Pompe aspirante	MNHN 1993 - 99
	- 4P ⁽⁷⁾ 115 103				MNHN 1993 - 100
	123 112				MNHN 1993 - 101
	95 91				MNHN 1993 - 102
	88 86				MNHN 1993 - 103
	- 3 ex. 90 + ?				MNHN 1993 - 104
	70 + ?				MNHN 1993 - 105
	53 + ?				MNHN 1993 - 106
Ophidiidae gen. sp. (1 ex.)	- 1 ex. ^{(8) (D)}		D. Pac. Or. à 17° - 19°S Site Rehu 17°24.85'S - 113°12.15'W 2578m	NAUDUR - décembre 1993 <i>Nautilé</i> filet	MNHN 1994 - 559



Figure 2

Un Synphobranchidae sur le site Snake Pit (dorsale médio-Atlantique).

A synphobranchid eel on the Snake Pit site (Medio-Atlantic Rise). (photographie IFREMER, campagne Hydrosnake).



Figure 3

Thermarces cerberus sur un site actif à 11°-13° N (dorsale du Pacifique oriental).

Thermarces cerberus on 11°-13° N on an active site (East Pacific Rise). (photographie IFREMER, campagne Biocyarise).



Figure 4

Partie antérieure d'un *Pachycara thermophilum* capturé sur le site Snake Pit (dorsale médio-Atlantique).

Anterior part of a Pachycara thermophilum caught on Snake Pit site (Medio-Atlantic Rise). (photographie P. Geistdoerfer).

(plus de 300 sur le site « Pogonord » en 1982 ; Fustec, 1983) et également en raison de l'activité réduite de ces animaux.

Bien que le régime alimentaire de *Thermarces cerberus*, un prédateur, ait semblé jusqu'ici être d'origine essentiellement benthique, composé pour l'essentiel de gastéropodes et de polychètes de la communauté hydrothermale (Rosenblatt et Cohen, 1986 ; Geistdoerfer, 1988), l'étude des contenus stomacaux des individus capturés en 1991 et 1992 permet de compléter nos idées sur l'alimentation de cette espèce ; les Amphipodes gammariens y dominent (près de 80 % des proies), les patelles constituant le deuxième groupe-proie, en nombre (11 % des proies).

Les travaux de Hand et Somero (1983) sur la L. lactate déhydrogénase du muscle locomoteur de *Thermarces cerberus*, ont montré que son activité est comparable à celles de poissons des faibles profondeurs. Dahloff *et al.* (1990) ont étudié les réponses de la L. lactate déhydrogénase du muscle de *Thermarces cerberus* aux variations de pression et de température, et les ont comparées à celles de la L. lactate déhydrogénase du muscle de *Nematonurus armatus* (Macrouridae), espèce caractéristique des grandes profondeurs. A une température de 5 °C, l'enzyme du Zoarcidae ne diffère pas de celles des poissons vivant aux mêmes profondeurs; cependant les enzymes de *Thermarces cerberus* sont adaptées à des températures relativement élevées et à des variations importantes de celles-ci, à la différence de ceux des poissons profonds du système détritique.

Un Acanthocéphale parasite de *Thermarces cerberus*, *Hypoechinorhynchus thermaceri*, a été décrit par De Buron (1988).

Au cours de la campagne « Hydrosnake », en juin-juillet 1988, le submersible français *Nautile* a plongé sur la dorsale médio-Atlantique, par 23° 22' N - 44° 57' W, à 3487 m de profondeur, sur le site hydrothermal actif « Snake Pit ». L'examen des bandes vidéo et des photographies prises au cours des plongées a révélé une ichthyofaune riche et relativement variée, avec notamment un Zoarcidae abondant et ressemblant à *Thermarces cerberus* (Geistdoerfer, 1991 ; Segonzac, 1992).

Ce Zoarcidae, *Pachycara thermophilum* Geistdoerfer, 1994, espèce nouvellement décrite, est une espèce vicariante de *Thermarces cerberus* (Geistdoerfer, 1994 a) (fig. 4 ; tab. 1). C'est un poisson peu actif qui se déplace par de lentes ondulations du corps, dans des eaux de 5 à 20 °C, parmi les bivalves *Bathymodiolus*, les blocs de sulfures et autour des cheminées. Il se nourrit des crevettes Alvinocarididae, *Rimicaris exoculata* et *Chorocaris chacei*, qui vivent sur les fumeurs au niveau des sorties des fluides hydrothermaux où elles forment d'énormes essaims. Il ne semble pas y avoir de période de reproduction définie.

Le Zoarcidae, non capturé, vivant sur le site TAG (Trans-Atlantic Geotraverse, 26° 14,0' N - 44° 58,4' W, 3480 m) appartient probablement, également, à l'espèce *Pachycara thermophilum*.

Des Zoarcidae, blancs, au corps très allongé, vivent, à 1950 mètres de profondeur, au niveau du prisme de la Barbade qui présente outre une expulsion de fluides froids, un enrichissement des eaux dû à la proximité des

embouchures de grands fleuves comme l'Orénoque et l'Amazone ; un petit exemplaire (en cours d'étude) y fut pêché par le *Nautile* en janvier 1993 (tab. 1 ; premier poisson associé à des sorties de fluides froids capturé).

LES BYTHITIDAE

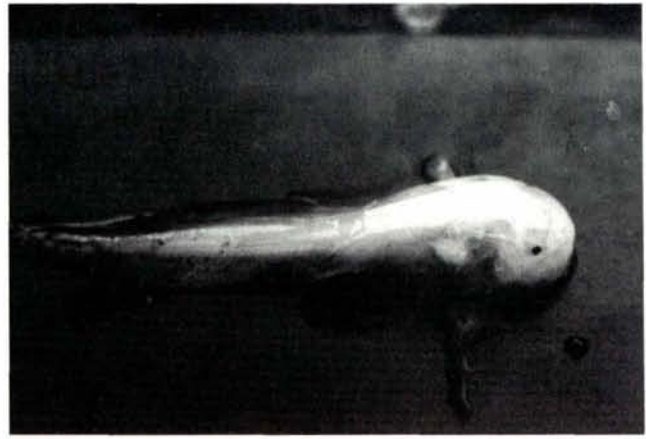
Sur le site des Galapagos, par 2400 - 2500 m de profondeur, les chercheurs américains (Corliss et Ballard, 1977; Cohen et Haedrich, 1983) avaient observé et photographié un poisson rose, également vu à 11°-13° N. Ils l'avaient baptisé « poisson des événements » (« vent-fish ») et ils l'avaient attribué à la famille des Bythitidae. D'abord considéré comme une nouvelle espèce du genre *Diplacanthopoma* (Cohen *et al.*, 1985; Rosenblatt et Cohen, 1986; Geistdoerfer, 1988) ou *Bythites* (Hessler *et al.*, 1988), il s'agit en fait d'une espèce nouvelle, nommée *Bythites hollisi* Cohen, Rosenblatt et Moser, 1990.

Ce poisson (Cohen *et al.*, 1990) vit au voisinage immédiat des cheminées les plus actives dans des eaux de 4 à 15 °C. Il nage au-dessus du fond, mais sans former de concentrations analogues à celles de *Thermarces*, puisqu'il se déplace seul ou en petits groupes de 2 à 8 individus tout au plus (Cohen *et al.*, 1990). Son alimentation est inconnue: il pourrait se nourrir de bactéries (Ballard et Grassle, 1979) et de microorganismes présents dans les fluides hydrothermaux (Grassle, 1985). L'espèce est ovovivipare. La femelle holotype (seule capturée) contenait dans ses ovaires environ 10 000 petites larves pourvues d'un sac vitellin (4 900 dénombrées dans un seul ovaire), de longueur moyenne 5,1 mm (Cohen *et al.*, 1990).

Dahlhoff *et al.* (1990), comme ils l'ont fait pour *Thermarces cerberus*, ont étudié la L. lactate déhydrogénase du muscle locomoteur de *Bythites hollisi*. Cette enzyme est, comme ceux des autres espèces de profondeur, adaptée à la pression. Elle l'est cependant de façon nettement moins marquée aux températures élevées et à leurs variations que ne l'est celle du Zoarcidae. *Bythites hollisi* est, à cet égard, proche de l'ensemble de l'ichthyofaune profonde.

LES CYCLOPTERIDAE

Lors des plongées sur 11°-13° N, durant les années quarante (notamment au cours des campagnes « Biocytherm » en 1982 et « Biocyarise » en 1984), un petit poisson blanc d'une dizaine de centimètres de long, baptisé « poisson-tétard », a été très souvent observé nageant activement sur les sites hydrothermaux, à proximité des événements. Les photographies ne permettant pas de le déterminer, il a été longtemps considéré comme un Bythitidae (Geistdoerfer, 1988). Pendant dix ans, il n'a pu être capturé. Les captures d'avril 1992 (tab. 1), ont permis de montrer qu'il ne s'agissait pas d'un Bythitidae, mais d'une nouvelle espèce de la sous-famille des Liparinae, *Careproctus hyaleius* Geistdoerfer, 1994. Cette espèce, transparente à l'état frais, est particulièrement fragile (Geistdoerfer, 1994 b ; les poissons ont été très abimés par la pompe et lors de la fixation par le formol) (fig. 5).



(a)



(b)

Figure 5 a et b

Careproctus hyaleius capturés à 11°-13° N (dorsale du Pacifique oriental).

Careproctus hyaleius caught at 11°-13° N (East Pacific Rise). (photographies P. Geistdoerfer).

Sur le site de la dorsale médio-Atlantique « Snake Pit », un « poisson-tétard » qui ressemblerait à celui de la dorsale du Pacifique oriental a aussi été signalé (Geistdoerfer, 1991; Bythitidae in Segonzac 1992). Il n'a été vu, ni lors des plongées de l'*Alvin* en 1993, ni sur les bandes vidéo ; son existence est douteuse.

LES OPHIDIIDAE

Au cours de la campagne « Naudur » de plongées du *Nautile* en décembre 1993, sur la partie sud de la dorsale du Pacifique oriental, entre 17 et 19° S, un Ophidiidae a été capturé (tab. 1 ; cet individu est borgne et ne présente aucune trace apparente de l'œil gauche) (fig. 6). Ce poisson (Zoarcidae in Geistdoerfer *et al.*, 1995) est présent en assez grand nombre, sur les nombreux sites hydrothermaux actifs de cette partie de la dorsale et se rencontre tout le long de la vallée axiale. Il forme d'assez fortes concentrations aux niveaux où diffusent les fluides hydrothermaux comme nous avons pu le voir (Geistdoerfer *et al.*, 1995). Ainsi, sur le site « Grands Bancs » (17° 24,93' S - 113° 12,14' W, 2 575 m de profondeur), plusieurs centaines d'individus tournoyaient entre les blocs de laves, parmi les *Bathymodiolus*, les cirripèdes et les petites actinies.

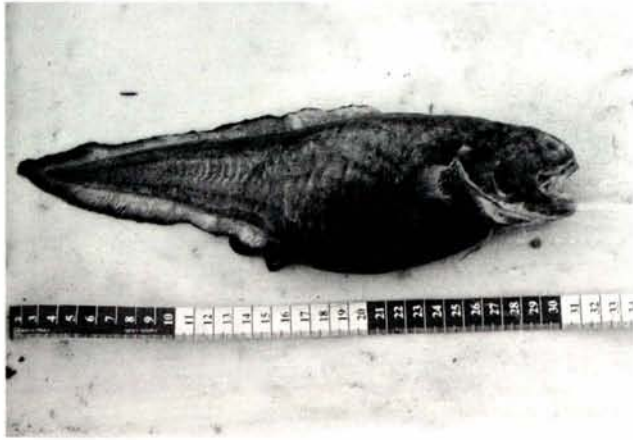


Figure 6

L'Ophidiidae capturé sur le site Rehu en décembre 1993 (sud de la dorsale du Pacifique oriental).

Ophidiid fish caught on the Rehu site (South of the East Pacific Rise). (photographie P. Geistdoerfer).

Nous avons vu ce poisson saisir un crabe *Bythograea* qui était en train de se nourrir de branchies de vers *Tevnia*, et s'éloigner sans le lâcher.

POISSONS VIVANT SUR LA DORSALE A LA PERIPHERIE DES SITES HYDROTHERMAUX

Mises à part les zones hydrothermales, « oasis » au milieu du « désert » basaltique, la faune des dorsales est pauvre. Néanmoins les poissons y sont relativement nombreux, sans doute en raison de leur mobilité qui leur permet de chercher leur nourriture sur de vastes espaces. Ces poissons vivent autour et sur les sites.

Les poissons de la périphérie des sites 11°-13° N et 21° N de la dorsale du Pacifique oriental, et des sites de la dorsale des Galapagos ont déjà été présentés (Corliss et Ballard, 1977 ;



Figure 7

Ophidiidae sur le site « Grand Banc » (sud de la dorsale du Pacifique oriental) parmi les blocs de basalte.

Ophidiid fish on the "Great Bank" site (South of the East Pacific Rise) between the basaltic blocks. (photographie IFREMER, campagne Naudur).

Fustec, 1983 ; Cohen et Haedrich, 1983 ; Geistdoerfer, 1988), comme a été signalé ce comportement apparemment paradoxal : la plupart d'entre eux ne se nourrissent pas aux dépens de la communauté hydrothermale au-dessus de laquelle ils ne font que de rares incursions.

Le Sud de la dorsale du Pacifique oriental, qui n'avait fait l'objet que de quelques plongées lors de la campagne « Geocyarise » en 1984, a été étudiée, entre 17 et 19° S, en décembre 1993 au cours de la campagne « Naudur » (Auzende *et al.*, 1994 *a, b* ; Fouquet *et al.*, 1994 ; Geistdoerfer *et al.*, 1995). C'est une région où le taux d'ouverture est très rapide (plus de 150 mm/an), et où l'activité hydrothermale est considérable (69 sites actifs entre 2 600 et 2 700 mètres de profondeur ; Fouquet *et al.*, 1994). L'ichthyofaune y est exceptionnellement riche et variée. La portion de dorsale explorée comprend deux segments, l'un au Nord, avec des laves récentes, à l'activité magmatique très intense autour de 17° 25' S (un segment autour de 17° S, lui est comparable du point de vue de l'ichthyofaune), et l'autre plus au Sud, le segment « Hump » (entre 17° 30' et 18° 37' S), avec une importante activité magmatique et tectonique actuelle. Les communautés biologiques du premier de ces segments, sont très riches, alors que l'activité biologique est, sur le second, plus réduite (Geistdoerfer *et al.*, 1995). Outre l'espèce capturée, dont les principales populations sont concentrées au niveau de sorties des fluides, plusieurs espèces vivent sur cette dorsale et en particulier un poisson, présent dans toute la portion du graben explorée, d'assez grande taille (une cinquantaine de centimètres et plus), à grosse tête, assez nonchalant, se laissant approcher par le *Nautilé*. Alors que l'Ophidiidae des sources est très abondant sur le segment nord de la zone explorée, ce poisson qui pourrait être une espèce du genre *Typhlomus*, domine sur le segment « Hump » avec de très nombreux individus. Il traverse les eaux chaudes, et nage aussi bien loin que près des cheminées de sulfures à diffuseurs incolores et fumeurs noirs (leurs fluides peuvent atteindre des températures de 300 à 400 °C). Il a un comportement étrange ; il se heurte en permanence aux obstacles qui se trouvent devant lui, fond, blocs de lave, cheminées, y compris le sous-marin.

Les Macrouridae sont relativement rares et de petites tailles (30 à 40 cm). Ils se rencontrent sur toute la zone, notamment au voisinage des cheminées actives. Ce sont probablement des espèces du genre *Coryphaenoides*. Quelques Ophioidei apparaissent également sur l'axe de la dorsale, dans le segment « Hump » ainsi que d'assez nombreux Anguilliformes. A plusieurs reprises un Chaunacidae rouge (*Chaunax* ?, *Bathychaunax* ?) long d'une trentaine de centimètres (fig. 8) a été observé nageant à plusieurs mètres du fond. A l'approche du sous-marin il s'éloigne rapidement en chassant l'eau par ses orifices operculaires arrondis (propulsion à réaction).

De nombreux poissons sont présents tout le long du graben entre 17 et 19° S aussi bien sur les riches communautés animales associées aux sites hydrothermaux actifs qu'en dehors. Par endroit (en particulier autour de 17° 25' S), les aires hydrothermales s'étendent sur plusieurs centaines de mètres de longueur, et des champs de petites actinies et de cirripèdes pédonculés, auxquels se mêlent des bancs de *Calyptogena* et de *Bathymodiolus*, recouvrent des surfaces de plusieurs centaines de mètres carrés. Tout le long de

cette portion de la dorsale, l'activité hydrothermale est présente, cheminées (fumeurs noirs et incolores), diffusion de fluides. Hors du graben les poissons sont plus rares avec notamment des *Bathypterois* qui vivent sur des laves anciennes ayant déjà une couverture sédimentaire.

Sur la dorsale nord-Fidjienne (étudiée en octobre 1991 avec le *Shinkai 6500* ; Auzende *et al.*, 1992), sans que leur richesse soit comparable à celle du sud de la dorsale du Pacifique oriental, nous avons également observé une assez grande diversité d'espèces, ce que signalent également Desbruyères *et al.* (1994). La distribution de ces poissons n'est pas uniforme sur la dorsale. Sur un des sites les plus actifs, à la remarquable cheminée d'anhydrite, pourvu d'une riche communauté animale dominée par les bivalves et les gastéropodes, celui de la « Dame blanche » (« White Lady », 173° 55' E - 16° 59' W, 2000 mètres de profondeur), ni Desbruyères *et al.* (1994), ni nous-mêmes n'avons observé de poisson. Au contraire, à la périphérie du site la « Vallées des moules » (« Mussel Valley » ; 18° 49' S - 173° 29' E, 2700 m de profondeur), comme près d'autres sites hydrothermaux, des poissons appartenant à plusieurs familles sont présents, mais ne viennent que rarement sur le site lui-même.

Les Ophidioidei sont assez bien représentés sur la dorsale nord-Fidjienne, avec notamment une espèce (bien reconnaissable à sa couleur gris-bleu) qui se rencontre régulièrement au voisinage des sites actifs sur toute la zone étudiée. Des Chimères, des Anguilliformes, assez nombreux, et des Macrouridae vivent aussi sur cette dorsale.

Les Macrouridae sont parmi les poissons les plus souvent observés. Ils sont nombreux sur les dorsales comme dans l'ensemble de l'océan profond aussi bien sur les sites de la dorsale Juan de Fuca avec notamment les espèces *Coryphaenoides acrolepis* et *Nezumia ? stelgidolepis* (Tunnicliffe, 1988 ; Tunnicliffe *et al.*, 1990), que sur ceux du nord de la dorsale du Pacifique oriental et de celle des Galapagos. Ces poissons qui précisément viennent peu sur les sites actifs du nord de la dorsale du Pacifique oriental, pénètrent régulièrement sur ceux de la dorsale médio-Atlantique. Le grand Macrouridae ubiquiste *Nematonurus armatus* vient sur le « Snake Pit » se nourrir des crevettes *Rimicaris exoculata* qui y abondent (Geistdoerfer, 1991, 1994 a). Il est vrai que bien que la composition des fluides hydrothermaux soit très semblable sur ces deux zones (Campbell *et al.*, 1988; Charlou *et al.*, 1988 ; Fouquet *et al.*, 1991) les communautés animales diffèrent avec notamment une dominance de la faune vagile dans l'Atlantique.

Également sur la dorsale médio-Atlantique à 37° 18' N, une chimère, *Hydrolagus mirabilis*, a été pêchée à 1626 mètres de profondeur, ainsi qu'un Bythididae, *Cataetyx laticeps*, sur le site proche des Açores, « Lucky Strike » (« Coup de chance ») ; de petits requins (probablement *Deania calceus*) et des Moridae y furent également observés (Saldanha, 1994).

Près des sites hydrothermaux les Zoarcidae sont fréquents : sur la dorsale de Juan de Fuca avec *Pachycara gymnidium* (Tunnicliffe, 1988), sur la dorsale des Galapagos avec l'espèce nouvelle *Pachycara rimae* Anderson, 1989, dont un exemplaire (holotype : mâle de 403 mm de longueur standard, ayant le numéro LACM 44699-1) a été capturé en

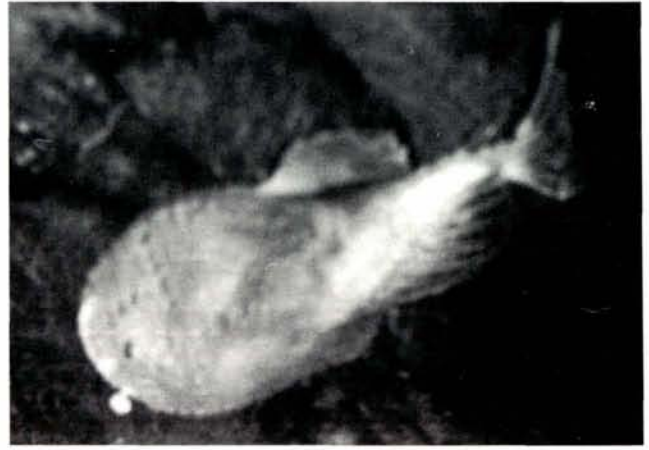


Figure 8

Chaunacidae (sud de la dorsale du Pacifique oriental).

Chaunacid fish (south of the East Pacific Rise).
(photographie IFREMER, campagne Naudur).

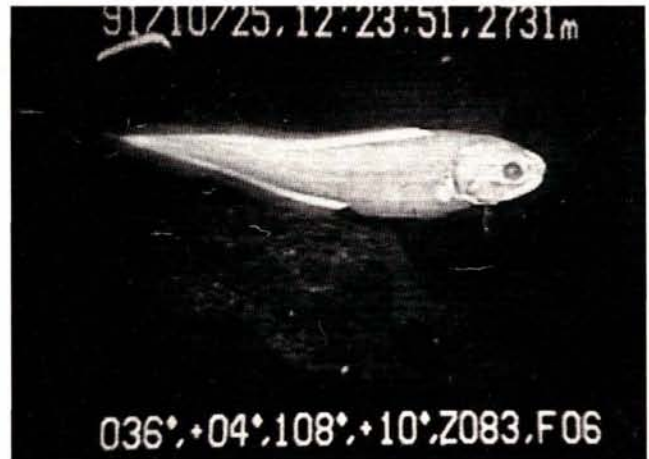


Figure 9

Ophidiidae sur un site hydrothermal de la dorsale nord-Fidjienne.

Ophidiid fish on a hydrothermal site on the North-Fijian Rise.
(photographie campagne Starmer-Yokosuka 1991).

mars 1977, par l'*Alvin* au moyen d'une nasse appâtée, au voisinage des sources hydrothermales (00° 47,8' N - 86° 09,9' W, à 2 500 m de profondeur) (Anderson, 1989).

En dehors des zones d'activité hydrothermale, à plusieurs reprises, nous avons observé sur les régions nord et sud de la dorsale du Pacifique oriental, sur les dorsales nord-Fidjienne et médio-Atlantique, des *Bathysaurus ferox* de grande taille, reposant sur le fond. Ces animaux, bien connus des grandes profondeurs, se laissent approcher par le sous-marin, et même toucher, mais s'éloignent vivement quand la pince du sous-marin s'apprête à les saisir (fig. 10).

CONCLUSION

Les espèces de poissons du système détritique qui viennent sur les sites sont relativement peu nombreuses ; en outre, ces incursions, sauf sur la zone sud de la dorsale du Pacifique oriental, sont limitées. Ces poissons ne sont proba-



Figure 10

Bathysaurus sur la dorsale nord-Fidjienne.

Bathysaurus on the North-Fijian Rise.
(photographie campagne Starmer-Yokosuka 1991)

blement pas adaptés à un environnement soufré, riche en métaux toxiques, chaud, aux variations de température rapides et continues, anoxique ; une barrière physiologique existe. Pour expliquer le fait que les poissons ne puiseraient guère dans cette réserve de nourriture que constituent les communautés associées à l'hydrothermalisme, on peut avancer l'hypothèse que cela découlerait simplement de ce que les poissons (animaux connus pour sélectionner leur nourriture), n'y trouvent pas les proies qui leur conviennent (proies de surcroît riches en sulfures). Les Macrouridae, carnivores qui se nourrissent notamment de crevettes, n'en trouvent guère à 11°-13° N.

culier, est de nature biochimique. La distribution des poissons et leur comportement reflètent la structure de leurs protéines, comme cela apparaît dans le cas de la L. lactate déhydrogénase (Dahloff *et al.*, 1990). *Bythites hollisi* ne demeure pas en permanence à proximité des sites, il nage activement dans des eaux relativement fraîches (les températures des fluides de la dorsale des Galapagos sont d'ailleurs beaucoup plus faibles que celles des fluides de la dorsale du Pacifique oriental) et assez loin des sorties des fluides, là où les variations de température sont minimales. Au contraire, *Thermarces cerberus* se tient essentiellement dans les massifs de *Riftia*, au pied des cheminées, dans des eaux chaudes pouvant atteindre 20 °C, soumises à de perpétuelles et rapides variations; si un poisson mérite le nom de « poissons des sources » ou « des événements » (« vent fish »), c'est bien celui-ci.

Les conditions dans lesquelles se fait la reproduction des poissons des sites hydrothermaux demeurent inconnues, sauf dans le cas de *Bythites hollisi* (Cohen *et al.*, 1990). Il est cependant remarquable que les Zoarcidae, les Liparinae, groupes originaires du Pacifique Nord (Andriashev, 1990), sont précisément des groupes ayant une grande distribution verticale (les grandes profondeurs n'ayant été atteintes que secondairement) et surtout ayant des espèces aux modes de reproduction particuliers (Geistdoerfer, 1994 *b*). Par ailleurs, mis à part les Synphobranchidae, on peut noter que les autres familles ont des larves benthiques ne favorisant pas la dispersion des espèces mais permettant la formation de populations denses d'une même espèce et des cycles de vie se déroulant intégralement dans un même milieu ce qui favorise les capacités adaptatives des animaux.

RÉFÉRENCES

- Anderson M.E.** (1989). Review of the eelpouts genus *Pachycara* Zugmayer, 1911 (Teleostei: Zoarcidae), with description of six new species, *Proceed. Calif. Acad. Sci.* **46**, 221-242.
- Andriashv A.P.** (1990). On the probability of the transoceanic (non-arctic) dispersal of secondary deepwater fish species of boreal-Pacific origin into the depths of the North Atlantic and Arctic Ocean (family Liparididae, as exemple), *J. Ichthyol.* **30**, 1-9.
- Arnulf I., F. Meunier, P. Geistdoerfer** (1987). Ostéologie de *Thermarces cerberus*, Rosenblatt et Cohen, 1986, Zoarcidae des sources hydrothermales du Pacifique est, suivie d'une discussion sur sa classification, *Cybium* **11**, 2, 141-158.
- Auzende J.M., R. Batiza, D. Bideau, M.-H. Cormier, Y. Fouquet, P. Geistdoerfer, Y. Lagabrielle, J. Sinton, P. Spaeda** (1994 a). Evidences d'activité magmatique, tectonique et hydrothermale actuelle sur la dorsale Est Pacifique entre 17° et 19° S (campagne NAUDUR), *C. R. Acad. Sci. Paris* **319**, sér.II, 811-818.
- Auzende J.M., R. Batiza, D. Bideau, M.-H. Cormier, Y. Fouquet, P. Geistdoerfer, Y. Lagabrielle, J. Sinton, P. Spaeda** (1994 b). Active tectonism and magmatism at ultra-fast spreading ridge: EPR 17° S-19° S. Naudur cruise (3-30th December 1993), EOS.
- Auzende J.M., M. Tanahashi, V. Bendel, P. Fujikura, P. Geistdoerfer, E. Gracia-Mont, K. Joshima, K. Kisimoto, M. Mitsuza-wa, M. Murai, Y. Nojiri, H. Ondreas, C. Pratt, E. Ruellan** (1992). Résultats préliminaires des plongées du Shinkai 6500 sur la dorsale du bassin Nord-Fidjien (SW Pacifique) - Programme STARMER, *C. R. Acad. Sci., Paris*, **314**, sér. II, 491-498.
- Ballard R.D., J.J. Grassle** (1979). Return to oases of the deep, *National Geographic Magazine*, **156**, 689-703.
- Buron I. de** (1988). *Hypoechinorhynchus thermaceri* n. sp. (Acanthocephala : Hypoechinorhynchidae) from the deep-sea zoarcid fish *Thermarces andersoni* Rosenblatt and Cohen, 1986, *J. Parasit.* **74**, 2, 339-342.
- Childress J.J., C.R. Fisher** (1992). The biology of hydrothermal vent animals : physiology, biochemistry, and autotrophic symbioses, *Oceanogr. Mar. Biol. Annu. Rev.* **30**, 337-441.
- Cohen D.M., R.L. Haedrich** (1983). The fish fauna of the Galapagos thermal vent region, *Deep Sea Res.* **30**, 4A, 371-379.
- Cohen D.M., R.H. Rosenblatt, R.L. Haedrich** (1985.) Identity of thermal vent fishes in the eastern Pacific: an interim report, *Bull. biol. Soc. Wash.* **6**, 229-230.
- Cohen D.M., R.H. Rosenblatt, H.G. Moser** (1990). Biology and description of a bythitid fish from deep-sea thermal vents in the tropical eastern Pacific, *Deep-sea Res.* **37**, 2, 267-238.
- Corliss J.B., R.D. Ballard** (1977). Oases of Life in the Cold Abyss, *Nat. Geogr. Mag.* **152**, 4, 441-452.
- Corliss J.B., J. Dymond, L.I. Gordon, J.M. Edmond, R.P.V. Herzen, R.D. Ballard, K. Green, D. Williams, A. Bainbridge, K. Crane, T.H. Van Andel** (1979). Submarine thermal springs on the Galapagos Rift, *Science* **203**, 1073-1083.
- Dahloff E., S. Schneidemann, G.N. Somero** (1990). Pressure-temperature interactions on M4-Lactate Dehydrogenase from hydrothermal vent fishes: evidence for adaptation to elevated temperatures by the zoarcid *Thermarces andersoni*, but not by the bythitid *Bythites hollisi*, *Biol. Bull.* **179**, 134-139.
- Desbruyères D., A.M. Alayse-Danet, S. Otha** (1994). Deep-sea hydrothermal communities in the Southwestern Pacific back-arc basins (the North Fiji and Lau Basins): Composition, microdistribution and food web, *Marine Geol.* **116**, 227-242.
- Desbruyères D., P. Crassous, J. Grassle, A. Khripunoff, D. Reyss, M. Rio, M. Van Praet** (1982). Données écologiques sur un nouveau site actif de la ride du Pacifique oriental, *C.R. Acad. Sci., Paris*, **295**, sér. II, 489-494.
- Desbruyères D., L. Laubier** (1984). Primary consumers from hydrothermal vents and animal communities, *In : Hydrothermal processes at seafloor spreading centers*, P.A. Rona, K. Bostrom, L. Laubier et K.L. Smith Jr., eds. Plenum Publ. Corp., 711-734.
- Fouquet Y., J.M. Auzende, V. Ballu, R. Batiza, D. Bideau, M.-H. Cormier, P. Geistdoerfer, Y. Lagabrielle, J. Sinton, P. Spaeda** (1994). Hydrothermalisme et sulfures sur la dorsale du Pacifique Est entre 17° et 19° S (campagne NAUDUR), *C. R. Acad. Sci. Paris* **319**, sér. II, 1399-1406.
- Fouquet Y., U. Von Stackelberg, J.L. Charlou, J.P. Donval, J.P. Foucher, J. Erzinger, R. Mühe, M. Wiedicke, S. Soakai, H. Whitechurch** (1991). Hydrothermal activity in the Lau back-arc basin : Sulfides and water chemistry, *Geology* **19**, 303-306.
- Fustec A.** (1983). Microdistribution et zonation de la macrofaune sur quatre sites d'hydrothermalisme actif du Pacifique oriental entre 11° et 13° N. Diplôme ingénieur agronome-halieuete (CNEXO), Rennes, 66 p.
- Geistdoerfer P.** (1985 a). Poissons, radiographie d'un nouveau genre, *L'Univers du Vivant* **1**, 34-35.
- Geistdoerfer P.** (1985 b). Systématique, écologie et distribution d'un Poisson Zoarcidae associé à des sites d'hydrothermalisme actif de la ride du Pacifique Oriental, *C. R. Acad. Sci. Paris* **301**, sér. III, 365-368
- Geistdoerfer P.** (1986). Nouvelles captures et redescription d'un poisson Zoarcidae (Pisces, Perciformes, Zoarcoidei) des sites hydrothermaux de la ride du Pacifique oriental, *Bull. Mus. natn. Hist. nat., Paris*, 4^e sér., 8 A4, 969-980.
- Geistdoerfer P.** (1988). Les peuplements ichthyologiques liés aux sites hydrothermaux et vivant à leur périphérie, *Oceanol. Acta*, Vol. spec. 8, Actes du colloque Hydrothermalisme, Biologie et Ecologie, Paris 4-7 novembre 1985, 125-130.
- Geistdoerfer P.** (1991 a). Ichthyofaune associée à l'hydrothermalisme océanique et description de Thermobiotés mytilogéiton, nouveau genre nouvelle espèce de Synphobranchidae (Pisces, Anguilliformes) de l'Océan Pacifique, *C. R. Acad. Sci. Paris* **312**, sér. II, 91-97.
- Geistdoerfer P.** (1991 b). Poisson chaud : une nouvelle espèce associée à l'hydrothermalisme océanique, *Pour la Science* **165**, 31-32.
- Geistdoerfer P.** (1994 a). *Pachycara thermophilum*, une nouvelle espèce de poisson Zoarcidae des sites hydrothermaux de la dorsale médio-atlantique, *Cybium* **18**, 2, 109-115.
- Geistdoerfer P.** (1994 b). *Careproctus hyaleius*, nouvelle espèce de poisson Cyclopteridae (Liparinae) de l'écosystème hydrothermal de la dorsale de l'Océan Pacifique oriental (13° N), *Cybium* **18**, 3, 325-333.
- Geistdoerfer P., J.M. Auzende** (1992). Une dorsale jeune et active : nouvelles plongées sur la dorsale nord-Fidjienne, *Pour la Science* **172**, 25- 26.
- Geistdoerfer P., J.M. Auzende, R. Batiza, D. Bideau, M.-H. Cormier, Y. Fouquet, Y. Lagabrielle, J. Sinton, P. Spaeda** (1995). Hydrothermalisme et communautés hydrothermales associées sur la dorsale Est Pacifique entre 17° S et 19° S (Campagne Naudur, décembre 1993), *C. R. Acad. Sci. Paris* **320**, sér. Ila, 47-54.
- Grassle J.F.** (1985). Hydrothermal vent animals: distribution and biology, *Science* **229**, 713-717.
- Grassle J.F., S.E. Humphris, P.A. Rona, G. Thompson, C.L. Van Dover** (1986). Animals at Mid-Atlantic Ridge hydrothermal vents, EOS **67**, 44.
- Hand S.C., G.N. Somero** (1983). Energy metabolism pathways of hydrothermal vent animals : adaptations to a food-rich and sulfid-rich deep-sea environment, *Biol. Bull.* **165**, 167-181.
- Hessler R.R., W.M. Smithey Jr.** (1984). The distribution and community structure of megafauna at the Galapagos Rift hydrothermal vents. *In : Hydrothermal processes at seafloor spreading centers*, P.A. Rona, K. Bostrom, L. Laubier et K.L. Smith Jr., eds. Plenum Publ. Corp., 735-770.

- Hessler R.R., W.M. Smithey, M.A., Boudrias, C.H. Keller, P.A. Lutz, J.J. Childress** (1988). Temporal change in megafauna at the Rose Garden hydrothermal vent (Galapagos: eastern tropical Pacific), *Deep-sea Res.* **35**, 1681-1709.
- Juniper S.K., M. Sibuet** (1987). Cold seep benthic communities in Japan subduction zones: spatial organization, trophic strategies and evidence for temporal evolution, *Mar. Ecol. Progr. Ser.* **40**, 115-126.
- Laubier L.** (1989). Deep-Sea Ecosystems based on Chemosynthetic Processes: recent results on hydrothermal and cold seep biological assemblages. In: *Oceanography 1988*, A. Ayala-Castanere, W. Wooster et A. Yanez-Arancibia, eds. UNAM Press México DF, 129-148.
- Laubier L., D. Desbruyères** (1984). Les oasis du fond des océans, *La Recherche* **15**, 161, 1506-1517.
- Laubier L., S. Ohta, M. Sibuet** (1986). Découverte de communautés animales profondes durant la campagne franco-japonaise KAIKO de plongées dans les fosses de subduction autour du Japon, *C. R. Acad. Sci. Paris* **303**, sér. III, 2, 25-29.
- Meunier F., P. Geistdoerfer** (1991). Anatomie de la ceinture pectorale de *Thermobiotus mytilogeton* (Synaphobranchidae), Anguilliforme des sources hydrothermales du pacifique occidental, *Cybiurn* **15**, 1, 83-87.
- Newman W.A.** (1985). The abyssal hydrothermal vent invertebrate fauna: a glimpse of antiquity ? In: *The hydrothermal vents of the eastern Pacific: an overview*, M.L. Jones, ed. *Bull. Biol. Soc. Washington* **6**, 231-242.
- Nolf D.** (1985). Otolithi piscium, In: *Handbook of Paleoichthyology*, H.P. Schultze, ed., vol. **10**, Gustav Fischer Verlag Stuttgart, 145 p.
- Ohta S., L. Laubier** (1987). Deep biological communities in the subduction zone of Japan from bottom photographs during *Nautile* dives in the Kaiko project. *Earth Planet Sci., Lett.* **83**, 329-342.
- Patterson C.** (1993). Osteichthyes : Teleostei, In : *The fossil record 2*, M.J. Benton, ed. Chapman et Hall, 621-656.
- Paul C.K., B., Hecker, R. Commeau, R.P. Freeman-Lynde, W.P. Neumann, S. Corso, S. Golubic, J.E. Hook, E. Sikes, J. Cur-ray** (1984). Biological communities at the Florida Escarpment resemble hydrothermal vent taxa, *Science* **226**, 965-967.
- Rosenblatt R.H., D.M. Cohen** (1986). Fishes living in deep sea thermal vents in the tropical eastern Pacific with description of a new genus and two new species of eelpouts (Zoarcidae), *Trans. S. Diego Soc. nat. Hist.* **21**, 4, 71-79.
- Saldanha L.** (1994). Fishes observed and collected during the Alvin dives at the Lucky Strike thermal vent site (mid-atlantic ridge-1993). *Cybiurn* **18**, 4, 460-462.
- Segonzac M.** (1992). Les peuplements associés à l'hydrothermalisme océanique du Snake Pit (dorsale médio-atlantique; 23° N, 3480 m) : composition et microdistribution de la mégafaune, *C. R. Acad. Sci. Paris* **314**, sér. III, 593-600.
- Tunnicliffe V.** (1988). Biogeography and evolution of hydrothermal-vent fauna in the eastern Pacific Ocean, *Proc. R. Soc. Lond.* **B233**, 347-366.
- Tunnicliffe V.** (1992). The Nature and Origin of the Modern Hydrothermal Vent Fauna, *Palaos* **7**, 338-350.
- Tunnicliffe V., J.F. Garrett, P. Johnson** (1990). Physical and biological factors affecting the behaviour and mortality of hydrothermals vent tubeworms (vestimentiferans). *Deep-Sea Res.* **37**, 1, 103-125.